昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, February 2006, 49(1):64 - 69　ISSN 0454-6296

小菜蛾对 Bt 毒素 Cry1Ac 和 Bt 制剂抗性的选育及其抗性种群的生物学适应性

杨峰山[1,2], 吴青君[1], 徐宝云[1], 曹丽波[1], 朱国仁[1], 张友军[1*]

(1. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081; 2. 黑龙江大学生命科学学院, 哈尔滨 150080)

摘要: 用 Bt 制剂和 Bt 毒素 Cry1Ac 分别对源自深圳田间的小菜蛾 *Plutella xylostella* 在室内进行抗性种群选育, 获得相对抗性倍数分别为 24.36、38.16 倍的抗性种群 DBM.1Ac-R30 和 DBM.Bt-R46。对这 2 个抗性种群及其敏感种群 (DBM.Bt-S) 的生长发育、存活及繁殖特征进行了详细地观察与比较, 并以甘蓝为饲喂材料构建了 2 个抗性实验种群的生命表。结果表明, DBM.1Ac-R30 和 DBM.Bt-R46 种群较 DBM.Bt-S 种群的产卵量和孵化率下降, 幼虫发育历期延长, 雌雄比显著降低, 雌成虫数量、寿命减少。DBM.1Ac-R30 和 DBM.Bt-R46 种群相对于 DBM.Bt-S 种群的相对适合度分别为 0.75 和 0.65, 抗性种群在繁殖能力上存在明显的生存劣势。

关键词: 小菜蛾; Bt 制剂; Bt 毒素 Cry1Ac; 抗性选育; 生物学特性

中图分类号: Q965　　文献标识码: A　　文章编号: 0454-6296(2006)01-0064-06

Resistance selection of *Plutella xylostella* by Cry1Ac toxin and Bt formulation and biological fitness of the resistant populations

YANG Feng-Shan[1,2], WU Qing-Jun[1], Xu Bao-Yun[1], CAO Li-Bo[1], ZHU Guo-Ren[1], ZHANG You-Jun[1*] (1. Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; 2. College of Life Sciences, Heilongjiang University, Harbin 150080, China)

Abstract: Two diamondback moth populations, DBM.1Ac-R30 and DBM.Bt-R46, with resistant ratios of 24.36 to Cry1Ac and 38.16 to Bt were obtained after 30 and 46 generations of selection with Cry1Ac toxin and Bt formulation respectively in the laboratory. The basic biological properties, such as developmental, reproductive and survival characteristics, of the above two resistant populations and their unselected parent population DBM.Bt-S were studied. The results showed the DBM.1Ac-R30 and DBM.Bt-R46 had a fitness value of 0.75 and 0.65 relative to the susceptible DBM.Bt-S population, respectively. These resistant populations showed reproductive disadvantages, including lower number of eggs laid and hatching rate, prolonged larval period, lower sex ratio (♀:♂), and shorter life-span and less number of female adults compared with the susceptible population.

Key words: *Plutella xylostella*; Bt formulation; Cry1Ac toxin; resistance selection; biological properties

小菜蛾 *Plutella xylostella* 是十字花科蔬菜的主要害虫, 也是抗药性最严重的害虫之一, 其交互抗性谱广、抗性水平高、发展速度快, 对十字花科蔬菜生产造成极大威胁 (Talekar and Sheloten, 1993)。苏云金芽孢杆菌 (*Bacillus thuringiensis*, Bt) 是目前世界上用途最广、产量最大的微生物杀虫剂, 占微生物杀虫剂总量的 95% 以上, 因其对害虫高效、对人畜安全、对环境友好而在世界范围内得到广泛的应用 (余德忆等, 1999)。近年来, 随着现代分子生物学技术的发展和应用, 使人们对杀虫晶体蛋白的分子结构有了进一步的认识, 到目前已有 200 多个基因被克隆、测序 (Herrero *et al*., 2002)。人类认识和应用 Bt 资

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30270900, 30471159); 国家'十五'科技攻关项目 (2002BA516A08, 2001BA509B06); 农业部蔬菜遗传与生理重点实验室资助项目

作者简介: 杨峰山, 男, 1973 年 3 月生, 山东文登人, 博士, 讲师, 从事生物制药研究, E-mail: yangfshan@126.com

* 通讯作者 Author for correspondence, Tel.: 010-68919518; E-mail: zhangyj@mail.caas.net.cn

收稿日期 Received: 2005-02-04; 接受日期 Accepted: 2005-05-20

源的速度和范围得以空前发展，特别自 20 世纪 70 年代以来，编码 Bt 杀虫蛋白的基因也作为最主要的杀虫基因转入到了多种重要的粮棉作物中（郭三堆，1995），在害虫防治中起着巨大的作用。同时这也为田间害虫种群抗性发展提供了某种持续汰选的条件，从而使害虫抗性种群更容易产生。目前已在实验室内筛选出鳞翅目、鞘翅目、双翅目等 20 余种害虫对 Bt 产生了不同程度的抗性（Tabashnik，1994）。因此，室内实验表明害虫田间种群在一定的条件下，也应具有产生抗性的潜能（Tang *et al*.，2001），这对 Bt 制剂及转 Bt 基因作物的应用和推广产生极大威胁。小菜蛾是目前唯一在田间对 Bt 产生高度抗性的害虫，自从第一例来自美国夏威夷的田间抗性报道以来（Tabashnik *et al*.，1990），在日本（Cheng，1988）、马来西亚（Wright *et al*.，1997）以及我国的深圳、广州（王维专等，1993）等地区的田间小菜蛾也对 Bt 均产生了不同程度的抗性。

小菜蛾对 Bt 的抗性发展速度之快、水平之高，引起国内外学者广泛关注。虽然室内筛选的抗性品系通常遗传变异有限，不能囊括田间种群所有的抗性基因，而且室内实验也不能预测田间抗性的产生或者产生何种抗性机制，但是通过室内汰选可以预测特定种群存在的抗性机制（Georghiou，1994），而且对评价抗性治理策略具有重要价值（Tang *et al*.，2001）。我们以 Bt 粉剂和 Bt 毒素 Cry1Ac 对源自深圳的小菜蛾种群在室内进行抗性选育并对其生物学特性进行观察，以探讨小菜蛾对 Bt 抗性形成的规律，旨在为保护和延长 Bt 类杀虫剂的使用寿命及治理小菜蛾对 Bt 的抗性提供理论基础。

1　材料与方法

1.1　供试药剂

Bt 粉剂由湖北省农业科学院 Bt 研究开发中心提供，效价量 16 000 IU/mg，属 *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki*（Bt.K）。Bt 毒素 Cry1Ac，由 HD-73 菌株提取，中国农业科学院植物保护研究所惠赠。

1.2　供试昆虫

小菜蛾相对敏感种群 DBM.Bt-S 于 2001 年采自深圳供港菜区，该实验种群已于实验室内用甘蓝苗连续饲养近 5 年共 62 代，期间未接触任何杀虫剂，为一相对敏感种群。

抗性小菜蛾种群于 2001 年采自深圳供港菜区，室内用 Bt 毒素 Cry1Ac 进行抗性选育 30 代得到抗性种群 DBM.1Ac-R30；用 Bt 制剂进行抗性选育 46 代得到抗性种群 DBM.Bt-R46。

1.3　抗性汰选

当群体饲养的小菜蛾幼虫多数进入 3 龄时，根据上一代毒力测定结果，配制杀死种群 60%～70% 的剂量。将 Bt 制剂和 Bt 毒素分别稀释为系列浓度梯度，并在药液中加入 0.2‰的 Triton X-100。将甘蓝叶片放入相应处理药液中浸渍 10 s，取出晾干，然后置于恒温养虫室内隔离饲养。每代进行一次毒力测定，以比较抗性增长倍数。若因选择压力较大，种群数量较少时，间隔一代再用药剂处理，以使种群保持较大数量。

1.4　生物测定

采用叶片浸渍饲喂法（Tabashinik and Cushing，1987）。先将 Bt 制剂和 Bt 毒素 Cry1Ac 按等比级数稀释法，顺次配制成系列浓度，药液中加入 0.2‰的 Triton X-100，以清水为对照进行预备实验，校正死亡率在 10%～90% 的浓度范围作为正式实验的浓度范围，然后按上述原则和方法配制出 5～6 个系列浓度，供正式实验用。取新鲜甘蓝苗嫩叶片，用打孔器打下直径 6 的圆片，分别在各种供试药液中浸渍约 10 s，取出自然晾干后，放入 12 cm 直径的培养皿中（垫有滤纸保湿），并接入供试小菜蛾幼虫。每处理 4 次重复，每重复接虫 10 头。饲养条件：温度 25 ± 1℃，光周期 16L∶8D，相对湿度 70%。于 72 h 检查虫口死亡情况，并算出 72 h 的校正死亡率和 LC_{50} 值。

1.5　抗性和敏感小菜蛾种群生物学特性观察

1.5.1　雌、雄成虫寿命及单雌产卵量：自 DBM.1Ac-R30、DBM.Bt-R46 种群和 DBM.Bt-S 种群中各随机选取 40 对刚羽化的成虫，辨别雌雄，每 2 对放入一个指形管内，并饲以 10% 的蔗糖水，相对湿度为 80%左右，每日更换 1 次纱布，在指形管中放入 0.8 cm × 2 cm 的甘蓝叶片，每天取出叶片统计产卵量，有卵产在指形管内时则同时计量并更换新管。同时记录雌、雄虫的存活情况，直至雌、雄成虫全部死亡为止。

1.5.2　卵期观察：从 3 种群各取同一天产的卵 80 粒，以 20 粒作为一个处理，重复 4 次。待大多数卵壳变黑后，每日 3 次（8∶00，16∶00 和 22∶00）定时观察记载各处理卵块的孵化时间及未孵化卵的粒数，分别统计 3 种群卵的孵化时间及孵化率。

1.5.3　幼虫历期观察：从 3 种群各取同一天孵化的幼虫 80 头，每 10 头置于培养皿中，逐一编号，每天观察记载其生长发育状况。在化蛹后单个称重，统

计化蛹数、幼虫发育历期及蛹重。养虫室的条件：温度 26 ± 1℃，光照时间 16 h，相对湿度 75% ± 5%，以甘蓝叶片正常饲养。

1.5.4　蛹期观察：从3种群各取同一天发育完成的蛹80头，单头放入指形管内，逐一编号。每天观察蛹的羽化状况，统计羽化率和成虫雌雄比。

1.5.5　组建抗性和敏感小菜蛾生命表：根据以上各生育期的调查结果，组建以甘蓝为饲喂材料的实验种群生命表，成虫饲养过程中加入10%蜂蜜水补充营养。

2　结果与分析

2.1　Bt毒素Cry1Ac和Bt制剂对小菜蛾的抗性汰选

用Bt毒素Cry1Ac和Bt制剂对小菜蛾进行群体汰选，可以看出，小菜蛾对Bt制剂和Bt毒素Cry1Ac抗性发展具有缓慢上升的趋势，抗性发展速度较慢。DBM.1Ac-R30种群饲养30代中总共施用Bt毒素Cry1Ac 25次，处理浓度及抗性指数的变化见表1。

表1　Bt毒素Cry1Ac对小菜蛾的抗性汰选

Table 1　Selection for Cry1Ac protein toxin resistance in *Plutella xylostella*

世代 Generation	处理虫数 Number of larvae treated	处理浓度（mg/L） Concentration	LC_{50}（mg/L）（95%置信限）（95% CL）	斜率 Slope（± SE）	相对抗性倍数 Relative resistance ratio
DBM.Bt-S	2 299	0	1.57（0.94～2.45）	1.52（±0.32）	1.00
DBM.1Ac-R1	17 242	8	2.61（1.68～4.05）	1.32（±0.21）	1.66
DBM.1Ac-R2	11 577	8	2.68（0.84～3.24）	1.34（±0.16）	1.71
DBM.1Ac-R4	14 040	10	2.92（0.96～3.86）	0.97（±0.34）	1.86
DBM.1Ac-R5	1 478	0	–	–	–
DBM.1Ac-R7	19 007	10	3.03（1.233.65）	1.79（±0.26）	1.93
DBM.1Ac-R9	2 586	0	–	–	–
DBM.1Ac-R11	4 352	10	4.16（1.36～5.26）	1.54（±0.19）	2.65
DBM.1Ac-R13	1 560	12	5.77（2.31～6.38）	1.65（±0.33）	3.68
DBM.1Ac-R14	1 888	0	–	–	–
DBM.1Ac-R16	14 984	12	8.91（2.24～9.51）	1.38（±0.38）	5.68
DBM.1Ac-R17	2 135	0	–	–	–
DBM.1Ac-R18	10 797	15	10.61（2.39～11.62）	1.68（±0.29）	6.76
DBM.1Ac-R20	9 442	15	12.74（2.69～15.96）	1.48（±0.34）	8.12
DBM.1Ac-R22	13 137	20	16.09（9.92～26.11）	1.84（±0.30）	10.25
DBM.1Ac-R24	2 135	0	–	–	–
DBM.1Ac-R26	14 861	35	28.99（17.06～49.25）	1.78（±0.31）	18.46
DBM.1Ac-R28	2 012	0	–	–	–
DBM.1Ac-R30	11 495	45	38.24（18.18～60.07）	1.66（±0.30）	24.36

表2　Bt制剂对小菜蛾的抗性汰选

Table 2　Selection for Bt resistance in *Plutella xylostella*

世代 Generation	处理虫数 Number of larvae treated	处理浓度（IU/μL） Concentration	LD_{50}（IU/μL）（95%置信限）（95% CL）	斜率 Slope（± *SE*）	相对抗性倍数 Relative resistance ratio
DBM.Bt-S	1 493	0	1.45（0.89～2.43）	1.34（±0.29）	1.00
DBM.Bt-R1	58 360	0	2.61（1.25～2.63）	1.47（±0.34）	1.80
DBM.Bt-R2	42 752	8	4.46（3.32～5.86）	1.23（±0.24）	3.08
DBM.Bt-R3	24 430	8	5.81（3.56～5.63）	1.64（±0.32）	4.01
DBM.Bt-R5	4 479	0	3.7（2.21～6.12）	1.67（±0.28）	2.55
DBM.Bt-R11	35 287	15	11.68（7.79～19.27）	1.89（±0.36）	8.06
DBM.Bt-R12	2 918	0	10.79（3.34～12.41）	1.74（±0.29）	7.44
DBM.Bt-R16	28 501	15	13.22（6.56～17.77）	1.75（±0.33）	9.12
DBM.Bt-R20	24 430	15	13.97（5.86～15.35）	1.48（±0.34）	9.64
DBM.Bt-R24	19 001	20	14.67（6.24～15.41）	1.62（±0.29）	10.12
DBM.Bt-R26	2 714	0	–	–	–
DBM.Bt-R28	24 430	25	16.45（7.24～16.51）	1.48（±0.34）	11.35
DBM.Bt-R31	2 172	0	–	–	–
DBM.Bt-R32	23 751	25	21.74（5.24～18.51）	1.68（±0.28）	14.99
DBM.Bt-R35	22 394	35	29.52（13.65～28.96）	1.62（±0.29）	20.36
DBM.Bt-R37	2 850	0	–	–	–
DBM.Bt-R40	35 287	50	44.31（20.35～60.36）	1.74（±0.35）	30.56
DBM.Bt-R46	28 501	65	55.34（31.75～96.44）	1.78（±0.34）	38.16

在保持 75% 左右的死亡选择压下施药 24 次，在种群数量较少的 5、9、14、17、24、28 代停止施药 6 次，到第 30 代相对抗性倍数达到 24.36 倍。DBM.Bt-R46 种群饲养 46 代中总共施药 Bt 制剂 35 次，处理浓度及抗性指数的变化见表 2。选育前 Bt 制剂对小菜蛾 3 龄幼虫的 72 h 时的 LC_{50} 为 2.61 IU/μL，室内饲养 46 代，在保持 75% 左右的死亡选择压下施药 37 次，在种群数量较少的 1、5、8、12、18、26、31、37、43 代停止施药 9 次，以 8 IU/uL 浓度处理到第 10 代后，逐渐提高处理浓度，到第 46 代相对抗性倍数达到 38.16 倍。至此，形成了对 Bt 制剂和 Bt 毒素 Cry1Ac 中等抗性水平的 2 个种群，为进行抗性机理及其生物学研究提供了有效的虫源基础。

2.2　抗性汰选对小菜蛾生物学特性的影响

小菜蛾抗性和敏感种群的生物学指标见表 3。从表 3 可以看出 2 个抗性种群和同源敏感种群在化蛹率、蛹重、羽化率、孵化期、羽化期和雄成虫寿命方面差异不明显，但在繁殖上存在差异，2 个抗性种群 DBM.1Ac-R30 和 DBM.Bt-R46 的产卵量和孵化率较 DBM.Bt-S 降低。而且，幼虫发育历期延长，雌雄比显著降低，雌成虫数量和寿命均减少。

表 3　抗性和敏感小菜蛾种群生物学参数比较

Table 3　Comparison of biological parameters of the susceptible and resistant populations of *Plutella xylostella*

生物学参数 Biological parameters	DBM.1Ac-R30	DBM.Bt-R46	DBM.Bt-S
产卵量（粒/♀）Fecundity（egg/♀）	93.3 ± 5.3 b	86.2 ± 2.7 c	104.3 ± 4.2 a
孵化率 Hatching rate（%）	88.10 ± 2.6 a	77.80 ± 2.3 b	88.90 ± 3.2 a
化蛹率 Pupation rate（%）	82.7 ± 3.6 a	87.5 ± 1.6 a	86.5 ± 2.6 a
蛹重（mg/头）Mean weight per pupa（mg）	4.826 ± 0.322 a	4.888 ± 0.243 a	4.937 ± 0.135 a
羽化率 Eclosion rate（%）	96.9 ± 3.7 a	95.2 ± 4.6 a	97.8 ± 2.1 a
性比 Sex ratio（♀：♂）	0.89 ± 0.27 b	0.94 ± 0.13 ab	1.04 ± 0.32 a
孵化期 Hatching period（d）	2.56 ± 0.5 a	2.83 ± 0.3 a	2.74 ± 0.2 a
幼虫期 Larval duration（d）	5.8 ± 0.6 b	6.3 ± 0.4 a	5.2 ± 0.3 b
羽化期 Eclosion duration（d）	3.54 ± 0.32 a	3.72 ± 0.38 a	3.65 ± 0.25 a
雌成虫寿命 Female life-span（d）	12.9 ± 1.2 a	11.9 ± 0.8 b	14.6 ± 1.4 a
雄成虫寿命 Male life-span（d）	10.2 ± 1.6 a	9.8 ± 2.3 a	10.6 ± 1.2 a

注 Note：表中同行数据后不同小写字母表示差异显著（$P < 0.05$）。Means within a row followed by the different small letters are significantly different（$P < 0.05$）.

2.3　抗性和敏感小菜蛾种群生命表

根据以上调查结果，将起始种群数换算为 100 头，组建抗性和敏感小菜蛾实验种群生命表。从表 4 可知，在同一实验条件下，除了 DBM.Bt-R46 种群幼虫死亡率低于敏感种群，DBM.1 Ac-R30 种群的幼虫死亡率及 DBM.1Ac-R30 和 DBM.Bt-R46 种群的卵死亡率和蛹死亡率均高于 DBM.Bt-S 敏感种群。表明 Bt 和 Cry1Ac 的抗性汰选使小菜蛾不但在产卵量

表 4　抗性和敏感小菜蛾种群生命表

Table 4　Life table of different experimental populations of *Plutella xylostella*

	DBM.1Ac-R30			DBM.Bt-R46			DBM.Bt-S		
	起始数 Sample number	死亡数 Responding number	死亡率 Mortality（%）	起始数 Sample number	死亡数 Responding number	死亡率 Mortality（%）	起始数 Sample number	死亡数 Responding number	死亡率 Mortality（%）
卵 Egg（$N1$）	100	12.9	12.9	100	22.2	22.2	100	11.1	11.1
幼虫 Larva	88.1	15.2	17.3	77.8	9.7	12.5	88.9	12.0	13.5
蛹 Pupa	72.9	2.3	3.1	68.1	3.3	4.8	76.9	1.7	2.2
成虫 Adult	70.6			64.8			75.2		
雌成虫 Female adult	33.3			31.5			38.4		
平均产卵量 Average fecundity	93.3			86.2			104.3		
合计产卵量（$N2$）Total number of eggs laid	3 107.1			2 617.2			4 001.7		
种群增长指数（$I = N2/N1$）	31.07			26.17			40.02		
相对适合度 Fitness	0.75			0.65			1		

注 Note：合计卵量 = 成虫数 × 实际雌性率 × 实际产卵能力。Total number of eggs laid = Adult number × Practical female rate × Practical fecundity.

减少，而且对卵的孵化，幼虫生长发育及蛹的羽化都有一定的影响，进而导致种群的繁殖能力下降。种群增长指数计算结果表明在实验室条件下，理论上 DBM.1Ac-R30 种群将以 31.07 倍每代速度增长，DBM.Bt-R46 种群将以 26.17 倍每代速度增长，DBM.Bt-S 种群将以 40.02 倍每代速度增长，抗性种群增长能力下降。因而本实验结果表明抗性汰选对小菜蛾的种群增长不利，抗性种群的环境适应能力将会弱于敏感种群。DBM.1Ac-R30 抗性种群相对于 DBM.Bt-S 敏感种群有 0.75 的适合度，DBM.Bt-R46 抗性种群相对于 DBM.Bt-S 敏感种群有 0.65 的适合度。

3　讨论

Tabishnik 等（1990）对采自夏威夷田间的小菜蛾抗性监测发现，小菜蛾田间种群对 Bt 已产生高水平的抗性；对其中种植豆瓣菜的 NO 农场采集的小菜蛾田间种群（代号为 NO 种群）进行室内汰选发现，经 9 代汰选后其抗性相对于田间种群增长了 40 ~ 70 倍（Tabishnik *et al*., 1991）。Sayyed 等（2000）在室内利用 2 种 Bt 制剂（Dipel 和 Xentari）以及 Cry1Ac 对小菜蛾进行了 9 代的抗性选育，发现小菜蛾对 Dipel、Xentari 和 Cry1Ac 的抗性分别提高了 7 倍、3 倍和 95 倍；进一步选育到 13 代，小菜蛾对 Bt 毒素 Cry1Ac 的抗性达到了 2 400 倍。本实验在用 Bt 制剂选育 35 次后抗性倍数为 38.16 倍，Bt 毒素 Cry1Ac 选育 25 次后抗性倍数为 24.36 倍；由此可以看出，小菜蛾对 Bt 制剂和 Bt 毒素 Cry1Ac 的抗性发展速度较慢；相对于本室长年饲养的武汉敏感种群（已在室内无毒饲养 10 年共 140 多代，其对 Bt 毒素 Cry1Ac 和 Bt 制剂的 LC_{50} 分别为 1.27 mg/L 和 1.32 IU /μL），本实验的深圳田间小菜蛾种群耐药性仅分别增加了 1.23 和 1.10 倍，可见其初始抗性倍数并不高。而且小菜蛾的饲养和抗性选育在养虫室完成，虽然温度、湿度及光照等环境条件可以较好的控制，但虫口基数只能保持一较高的水平，并不能有效放大，因此，抗性选择压力不能太高，而且在虫口基数较少时必须停药恢复。

适合度是害虫对外界环境条件的反应，指害虫在所处环境中能够生存并把它的特性传给下一代的能力，一般包括生活力和繁殖力等（孟香清等，1998）。在一特定的环境条件下，害虫抗性种群与敏感种群具有相同适合度，那么在不用药情况下，害虫的抗性水平会较为稳定；而如果害虫抗性种群适合度不如敏感种群高，也就是害虫抗性的形成付出了适合度代价，那么在停止用药一段时间后，害虫抗性水平就会下降，敏感性得到恢复。研究抗药性与适合度关系的最终目的是治理抗性，本实验结果表明抗性种群的相对适合度要低于敏感种群（表 4）。因而从理论上说，抗 Bt 制剂小菜蛾种群和抗 Bt 毒素 Cry1Ac 小菜蛾存在生物学缺陷，只要停用这种药剂，含有抗药性基因的个体频率将逐渐降低，或在限制药剂的使用后，由于敏感基因的稀释作用，抗性基因频率也将逐渐降低。鉴于此，田间使用该种药剂时，应严格控制使用次数，注意交替或轮换使用不同作用机制的农药，这对保持害虫的敏感性很重要。若已察觉到田间种群有抗性趋势，则应立即限制使用该药，这将有利于延缓抗性发展，也将增加抗药性治理的成功率。

参 考 文 献（References）

Cheng EY, 1988. Problems of control of insecticide-resistant *Plutella xylostella*. *Pesticide Science*, 23: 177 – 188.

Georghiou KJ, 1994. Principles of insecticide resistance management. *Phytoprotection*, 78 (Suppl.): 51 – 59.

Guo SD, 1995. Insect-resistance transgenic plant transformed with Bt gene. *Scientia Agricultura Sinica*, 6(2): 166 – 172. [郭三堆，1995. 植物 Bt 抗虫工程研究进展. 中国农业科学，28(5): 8 – 13]

Herrero S, Borja M, Ferré J, 2002. Extent of variation of the *Bacillus thuringiensis* toxin reservoir: the case of the geranium bronze, *Cacyreus marshalli* Butler (Lepidoptera: Lycaenidae). *Appl. Environ. Microb*., 68 (8): 4 090 – 4 094.

Meng XQ, Rui CH, Zhao JZ, 1998. Relative fitness of resistance to cyhalothrin in *Helicoverpa armigera* Hübner. *Plant Protection*, 24(4): 356 – 360. [孟香清，芮昌辉，赵建周，1998. 抗三氟氯氰菊酯棉铃虫相对适合度研究. 植物保护，24(4): 356 – 360]

Sayyed AH, Haward R, Herrero S, Ferré J, Wright DJ, 2000. Genetic and biochemical approach for characterization of resistance to *Bacillus thuringiensis* toxin CrylAc in field population of the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Appl. Environ. Microb*., 66: 1 509-1 516.

Tabashnik BE, 1994. Evolution of resistance to *Bacillus thuringiensis*. *Annual Review of Entomology*, 39: 47 – 79.

Tabashnik BE, Finson N, Johnson MW, Hechel DG, 1991. Cross-resistance to *Bacillus thuringiensis*: lessons from the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *J. Econ. Entomol*., 84: 49 – 55.

Tabashnik BE, Cushing NL, 1987. Leaf residue topical bioassays for assessing insecticide resistance in the diamondback moth (*Plutella xylostella* L.). *FAO Plant Protect. Bull*., 35: 11 – 14.

Tabashnik BE, Cushing NL, Finson N, Johnson MW, 1990. Field development of resistance to *Bacillus thuringiensis* in diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) *J. Econ. Entomol*., (83): 1 671 – 1 676.

Talekar NS，Sheloten AM，1993. Biology，ecology and management of diamondback moth. *Annual Review of Entomology*，38：275 – 301.

Tang JD，Collins HL，Metz TD，Earle ED，Zhao JZ，Roush RT，Shelton AM，2001. Greenhouse tests on resistance management of Bt transgenic plants using refuge strategies. *J. Econ. Entomol.*，94（1）：240 – 247.

Wang WJ，Chen WP，Lu SQ，Xu YK，1993. Monitoring of insecticide resistance in diamondback moth，*Plutella xylostella*（L.）to chlorfluazuron and *Bacillus thuringiensis* in Guangzhou and Shenzhen. *Acta Phytophylacica Sinica*，20(3)：273 – 275. [王维专，陈伟平，卢叔勤，徐要葵，1993. 广州、深圳地区小菜蛾对定虫隆、Bt 的抗性监测. 植物保护学报，20(3)：273 – 275]

Wright DJ，Iqbal M，Granero F，Ferré JA，1997. Change in a single midgut receptor in the diamondback moth（*Plutella xylostella*）is only in part responsible for field resistance to *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* and *B. thuringiensis* subsp. *aizawai*. *Appl. Environ. Microb.*，63：1 814 – 1 819.

Yu DY，Zhan ZX，Tang BS，1999. The resistance and control of diamondback moth to *Bacillus thuringiensis*. *Natural Enemies of Insects*，21(1)：21 – 27. [余德忆，占志雄，汤葆莎，1999. 小菜蛾对 Bt 的抗性及其治理. 昆虫天敌，21(l)：21 – 27]

（责任编辑：黄玲巧）